Beiträge zur Anatomie des Holzes der Kompositen

von

Paula Brezina.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Wiener Universität.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Februar 1906.)

Nicht bloß für die Artcharakteristik, sondern auch für die Charakteristik anderer systematischer Einheiten, insbesondere der Pflanzenfamilien ist die innere Struktur von großer Bedeutung, und es gebührt Radlkofer und seiner Schule, namentlich Solereder das Verdienst, auf diesem Gebiete weitgehende Forschungen von Wichtigkeit angestellt zu haben.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag liefern zur Anatomie des Holzes der Kompositen. Herr Hofrat Wiesner betraute mich mit der Aufgabe, nach dieser Richtung Untersuchungen vorzunehmen und unterstützte mich bei meinen diesbezüglichen Studien fortwährend, wofür ich demselben an dieser Stelle meinen ergebensten Dank ausdrücke.

Auch Herr Prof. v. Wettstein förderte meine Bestrebungen dadurch, daß er mir lebendes Material aus dem botanischen Garten zur Verfügung stellte, weshalb mir gestattet sei, demselben gleichfalls wärmstens hiefür zu danken.

Das Material zu meiner Arbeit hatte Herr Hofrat Wiesner zum großen Teile im Jahre 1904 aus Amerika, und zwar aus dem Yellowstonegebiete mitgebracht. Es sind dies die von ihm selbst gesammelten Spezies: *Artemisia tridentata*, *A. gnaphalodes* und *Bigelovia* sp., ferner folgende von Aven Nelson, Professor in Laramie, gesammelten Kompositenhölzer: *Chrysothamnus pulcherrimus fasiculatus,* in der Ebene von Alaska sehr

verbreitet; *Ch. lanceolatus* aus derselben Gegend, in großen Mengen am Fuße steiniger, freiliegender Hügel vorkommend; *Ch. linearis*, auf sandigen, kiesbedeckten Bänken längs des Yellowstone-Sees sich findend; *Artemisia cana*, in der Nähe der »Cascade Creek« an trockenen Abhängen vorkommend.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute erhielt ich nachfolgende Spezies: *Eupatorium arboreum*, *E. adenophorum* (lebende Stämme), *Verbesina arborea* und *Rudbeckia glutinosa*.

Teils aus dem botanischen Garten, teils aus der Umgebung von Wien stammen folgende Arten, von denen mir fast durchwegs lebendes Material zur Verfügung stand: *Eupatorium bogotense*, *E. ianthinum*, *E. cannabinum*, *E. Weinmannianum*; — *Aster carolinianus*, *A. rotundifolius*, *A. subcoeruleus*, *Baccharis* sp., *Felicia caffrorum*. — *Inula ensifolia*, *Cassinia leptophylla*, *Helichrysum eximium*, *H. Newii*; — *Helianthus uniflorus*, *H. divaricatus*, *Silphium ternatum*, *Montanoa pinnatifida*, *Verbesina gigantea*. — *Helenium Hoopesii*. — *Achillea collina*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Ch. Leucanthemum*, *Ch. pinnatifidum*, *Ch. indicum*, *Artemisia afra*, *A. arborescens*. — *Senecio Petasitis*, *S. glaucophylla*, *S. ficoides*, *S. articulatus*, *S. Sarracenicus*, *S. Jacquinianus*, *Gazania splendens*, *G. uniflora*. — *Jurinea mollis*, *Cirsium rivulare*, *Centaurea Scabiosa*, *C. Cyanus*, *C. Rhenana*, *C. axillaris*. — *Crepis biennis*, *Hieracium speciosum*, *H. umbellatum*, *Leontodon hispidus*, *Tragopogon pratensis*, *Scorzonera hispanica*, *Mulgedium prenanthoides*. — *Chamaepeuce stellata*.

Wie bekannt, sind die meisten der bei uns vorkommenden Kompositen Kräuter, doch gibt es auch in unseren Gegenden, namentlich aber in tropischen Ländern ausdauernde Spezies dieser Familie, Stauden und Sträucher und in den Tropen auch Bäume. Es bilden die Kompositen beispielsweise in manchen Gebieten der neuen Welt vorherrschende Bestandteile der Wälder.

In der vorliegenden Arbeit beziehe ich mich hauptsächlich auf die unten angeführten Werke.[1]

---

[1] *a*) Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart 1899, p. 524 ff.; *b*) Solereder, Holzstruktur, München 1885; *c*) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863; *d*) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung

Ohne Zweifel weisen die Kompositen einen deutlich ausgeprägten gemeinsamen Typus im anatomischen Bau ihres Holzes auf, nichtsdestoweniger entstehen oft sehr große Abweichungen von dieser Gesetzmäßigkeit in der Struktur dadurch, daß sich die Pflanze entweder bestimmten physiologischen Funktionen angepaßt hat oder daß eine ökologische Anpassung an gewisse, durch Klima oder Standort bedingte Verhältnisse stattgefunden hat.

Man muß also spezifische Charaktereigenschaften von jenen unterscheiden, die sich als Anpassungen zu erkennen geben.

Diese Anpassungen äußern sich oft schon im ganzen Habitus der Pflanze. So gibt es beispielsweise unter den Kompositen kräftig hoch emporwachsende Lianen. Solche finden sich namentlich unter den amerikanischen Vertretern dieser Pflanzenfamilie und gehören den Gattungen *Mikania*, *Salmea*, *Proustia*, *Mutisia* und *Senecio* an.

Auch sukkulente Pflanzen trifft man unter den Kompositen an. Zu diesen zählen *Anteuphorbium* und einige andere aus der Untergattung *Kleinia*; fleischige Blätter besitzen auch *Inula crithmoides*, *Othonna*- und *Euryops*-Arten.

Wir kennen die spezifischen anatomischen Charaktere der Lianen und der Sukkulenten. Wenn wir dieselben bei den kletternden oder sukkulenten Kompositen finden, so sind dies eben anatomische Anpassungsformen, auf die wir im folgenden keine Rücksicht nehmen, sondern bloß auf jene anatomischen Bildungen, die uns als spezifische Charaktereigenschaften des Holzes der Kompositen erscheinen. Wir erkennen, daß dieselben erblich festgehalten werden, also als angeborene Eigenschaften sich darstellen. Freilich soll damit nicht gesagt sein, daß dieselben, phylogenetisch betrachtet, nicht auch erworben worden sein konnten. Aber in diesem Falle wären es Eigenschaften, welche vor Generationen erworben wurden, deren Zusammenhang mit ehemals wirkend gewesenen Ursachen nicht mehr klar und unzweideutig, wie etwa bei Sukkulenten und Lianen, erkennbar ist. Indeß werde ich in einzelnen

des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863; *e*) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877.

Fällen im nachfolgenden, nämlich dort, wo eine diesbezügliche Aufstellung erlaubt erscheint, versuchen, darzulegen, welche Ursachen bei dem Zustandekommen dieser Bildungen tätig gewesen sein mochten, so zum Beispiel bei Besprechung der rudimentären und funktionslosen Markstrahlen von *Eupatorium adenophorum*.

Zunächst untersuchte ich eine Anzahl krautiger Kompositen und fand bei jenen Formen, die krautig bleiben, beispielsweise bei *Leontodon hispidus, Chrysanthemum Leucanthemum, Mulgedium prenanthoides,* ferner bei Arten der Gattung *Gazania* keine Spur eines Interfaszikularkambiums vor. Dagegen zeigt sich bei jenen Formen, die später verholzen, schon in den frühesten, noch krautigen Entwicklungsstadien ein deutliches Interfaszikularkambium (Fig. 10, *c'*), so zum Beispiel bei *Eupatorium cannabinum*, das einer Gattung mit zahlreichen verholzten Formen angehört, ferner bei *Centaurea Rhenana*, *Inula ensifolia*, *Helianthus divaricatus*, *Hieracium speciosum*, *Silphium ternatum* u. a. m.

Bei einigen Spezies, so bei *Hieracium umbellatum*, *Achillea collina*, *Centaurea axillaris*, *Helianthus uniflorus* finden sich Andeutungen eines Interfaszikularkambiums, indem sich in einzelnen Zellen über den Holzmarkstrahlen in der Region, welche bei Holzgewächsen dem Kambium entspricht, Teilungswände zeigen. Es ist also hier offenbar die Tendenz zur Bildung eines Interfaszikularkambiums, somit zur Umwandlung einer krautigen Pflanze in ein Holzgewächs vorhanden.

In allen beobachteten Fällen aber werden die Gefäßbündel der Kompositen getrennt angelegt und sind fast ohne Ausnahme kollateral. Bei *Centaurea Rhenana* treten als rindenständige Gefäßbündel[1] solche auf, die der Anordnung von Xylem und Phloëm zufolge den konzentrischen zuzurechnen sind.

I. Phloëm der Gefäßbündel.

Sehr häufig finden sich an der Außenseite des Phloëms mächtig entwickelte Bastbündel; in einigen Fällen kann man Bast auch an der Innenseite der Gefäßbündel, dem Mark zuge-

---

[1] Über rindenständige Gefäßbündel siehe p. 381.

kehrt, beobachten, zum Beispiel bei *Mulgedium prenanthoides*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Centaurea Rhenana* (Fig. 10, *b*). Häufig fehlt der Bast in den Gefäßbündeln vollständig, so bei *Senecio glaucophylla*, *S. ficoides*, *S. articulatus*, *Gazania uniflora* u. a. m.

An Stelle des Bastes finden sich manchmal kollenchymatisch verdickte Zellen im Phloëm, zum Beispiel bei *Senecio Petasitis* (Fig. 1, *cv.*, Fig. 2), *S. Jacquinianus*, *S. Sarracenicus*, *Cirsium rivulare*, *Chamaepeuce stellata*, *Eupatorium cannabinum*. Schumann[1] erwähnt das Vorkommen von kollenchymatischen Zellen an Stelle der Bastfasergruppen bei *Silphium Hornemanii*.

Schon in Schwendeners[2] »Mechanischem Prinzip« wird das Vorkommen kollenchymatisch verdickter Elemente im Phloëm der Gefäßbündel mancher Pflanzen erwähnt. Schwendener sagt, daß die Wandungen des Kollenchyms sehr weich und quellungsfähig seien, und gibt ferner an, daß sich manchmal in späteren Entwicklungsstadien einzelne Zellen nach Art der Bast- und Libriformzellen ausbilden, indem sie eine derbere Membran von gleichmäßiger Dicke mit zahlreichen linksschiefen Poren erhalten; als Beispiel hiefür führt er *Tecoma radicans* an. Solche Zellen fallen schon durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen im Querschnitte auf.

Schwendener sagt ferner, daß sich eine ähnliche Umwandlung im Phloëm der Gefäßbündel mancher Pflanzen, zum Beispiel bei *Astragalus falcatus* und *Eryngium planum*, vollziehe. Er führt an, daß der junge Bast bei diesen Pflanzen geradezu kollenchymatisch sei und daß sich erst später aus diesem Kollenchym die eigentlichen Bastzellen gleichsam »herausmodellieren«.

Es findet also Übergang von Kollenchym in Bast durch eine Art nachträglicher Metamorphose statt. Das Kollenchym bildet sozusagen das provisorische Gerüst während des Aufbaues der Zellen.

---

[1] Schumann, Beitrag zur Anatomie des Kompositenstengels, Bot. Zentralblatt, Bd. XLI, 1890, p. 193.

[2] Schwendener, Das mechanische Prinzip, Leipzig 1874, p. 5.

Daß die Kollenchymzellen, deren Wachstumsfähigkeit und Dehnbarkeit lange erhalten bleibt, die mechanischen Elemente noch wachsender Pflanzenteile sind, zeigten Ambronn's[1] Untersuchungen. Als Festigkeitselemente von Organen, die ihr Längenwachstum bereits beendigt haben, fungieren nach seinen Angaben dagegen Libriform- und Bastelemente, die zumeist nach kurzer Zeit absterben.

In jenen Fällen, die kollenchymatisch verdickte Elemente im Phloëm aufweisen, tritt, wie Schwendener sagt, aber nicht immer eine durchgreifende Umwandlung des Kollenchyms zu Bast ein; es bleiben vielmehr oft einzelne Kollenchymzellen unverändert, werden jedoch durch den Druck der Bastzellen unregelmäßig komprimiert und verzerrt. Diese Erscheinung läßt sich bei *Eupatorium bogotense* und bei *Verbesina gigantea* beobachten, wo sich neben deutlich ausgebildetem Bast an der Innenseite des Phloëms, dem Xylem zugewendet, kollenchymatisch verdickte Zellen finden.

Wo sich im Phloëm der Kompositen kollenchymatische Elemente zeigen, tritt bei Behandlung mit Phloroglucin + Salzsäure bloß ein starkes Aufquellen der Membranen jener Elemente ohne Färbung derselben ein. Behandelt man ein derartiges Präparat dagegen mit Chlorzinkjod, so färbt sich die Wandsubstanz des Kollenchyms violett. Eine hellblaue Färbung, wie sie De Bary[2] als charakteristisch für die Wandsubstanz des Kollenchyms bei Behandlung desselben mit diesem Reagens angibt, konnte ich bei dem von mir untersuchten Material in keinem Falle nachweisen.

In einigen Fällen treten im Phloëm der Kompositen stark verdickte, tangential abgeplattete, mit quellbaren Wänden versehene Elemente auf. Man kann dies beispielsweise bei *Artemisia arborescens* und *Rudbeckia glutinosa* beobachten, in welch letzterem Falle die Membranen dieser Elemente, welche die äußersten Teile des Phloëms bilden, auch stark aufgequollen sind.

---

[1] Ambronn, Pringsheim's Jahrbuch für wiss. Bot., XII (1881).

[2] De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877, III, p. 127.

Es sind dies dieselben Elemente, welche De Bary[1] bei einigen anderen Pflanzengattungen angetroffen hat. Er erwähnt zum Beispiel, daß in den primären Bündeln der Koniferen, speziell der Blätter, und in den Bündeln des Blattes von *Welwitschia* der Querschnitt des Phloëms Reihen gleichartiger Elemente mit weichen, stark quellbaren Membranen aufweise, die zum Teil Siebröhren, zum Teil Kambiformzellen seien. Er erklärt ferner, daß die äußersten, erstentwickelten Elemente des Phloëms (Protophloëm Russow's) von den folgenden sich oft unterscheiden durch geringere Weite und dickere, anscheinend gelatinöse Wände; ihrer Qualität nach seien sie jedoch teils Siebröhren, teils Kambiformzellen. In stärkeren Bündeln nun werden diese Elemente infolge der Dehnung ihrer Umgebung nicht selten von innen nach außen zusammengedrückt unter anscheinender Quellung ihrer Wände und bis zur Obliteration ihrer Lumina.

II. Xylem der Gefäßbündel.

Was den Holzkörper der Kompositen betrifft, so finden sich hier alle jene Elemente vertreten, die Sanio[2] als charakteristisch für den anatomischen Bau des Holzes der Dikotylen anführt.

Es lassen sich also nachweisen: Holzparenchym und Ersatzfasern, ferner die beiden nach Sanio dem bastfaserähnlichen System angehörigen Elemente, nämlich ungeteilte Libriformfasern und gefächerte, welch letztere allerdings nur für bestimmte Gruppen in der Familie der Kompositen, beispielsweise für die Gattungen *Eupatorium*, *Senecio* und *Verbesina*, charakteristisch sind. Endlich finden sich im Holzkörper der Kompositen auch noch die beiden dem trachealen System angehörigen Elemente, nämlich Gefäße und Tracheiden.

Der Querschnitt durch den Stamm der Kompositen zeigt in den meisten Fällen einen von Markstrahlen durchzogenen Holzkörper, in welchem die Gefäße verschiedenartige Anord-

[1] De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877, III, p. 337.

[2] Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863.

nung aufweisen können. Sie treten bisweilen isoliert auf, zum Beispiel bei *Rudbeckia glutinosa,* oder sie stehen in kleinen Gruppen oder kurzen, radialen Reihen, wie bei *Eupatorium arboreum* und *E. adenophorum.* Manchmal ist die Orientierung dieser Elemente eine ganz eigentümliche. Es vereinigen sich nämlich die mechanischen Zellen, die dann gewöhnlich sehr zahlreich entwickelt sind, ohne häufig durch Gefäße unterbrochen zu werden, zu tangentialen, breiten Streifen, auf welche die Gefäße folgen, die gleichfalls zu breiten Binden vereinigt erscheinen. Eine solche Anordnung zeigt sich bei *Artemisia cana*, *A. gnaphalodes*, *Chrysothamnus pulcherrimus fasiculatus* und *Bigelovia.*

Bei strauch- und baumartigen Kompositen tritt uns sehr häufig deutliche Jahrringbildung entgegen, so zum Beispiel bei *Baccharis*, *Artemisia tridentata*, *A. gnaphalodes* und *Bigelovia.* In den genannten Fällen ist das Frühholz durch eine reichere Anzahl von Gefäßen dem Spätholz gegenüber charakterisiert; auch besitzen die Gefäße des ersteren ein bei weitem größeres Lumen als die letzteren. Außerdem sind die Elemente des Frühholzes gewöhnlich dünnwandiger als die des Spätholzes, was um so mehr ins Auge fällt, als im Spätholz die radialen Durchmesser meist stark verkürzt sind, so daß tangentiale Abplattung der Elemente hervorgerufen wird

Bei *Artemisia tridentata*, einer Pflanze, die in verschiedener Hinsicht vom normalen Typus abweicht, kann man am Querschnitt, an der Jahrringgrenze mehrreihige Züge weitlumiger Elemente (Fig. 7, *hp*) beobachten, die sich am radialen Längsschnitt ihrer Gestalt nach als Holzparenchymzüge zu erkennen geben (Fig. 8, *hp*). Bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure färbt sich die Mittellamelle dieser Elemente rot, ist also verholzt.

Bei *Eupatorium adenophorum* treten, wie bereits Michael[1] erwähnt, Jahrringe kaum hervor. Der Mangel einer Vegetationsruhe, der diese Pflanze in der Tat kennzeichnet, offenbart sich eben in dieser sehr schwach oder gar nicht ausgeprägten Jahrringbildung. *Eupatorium adenophorum* hat tatsächlich keine

[1] Michael, Holzanatomie der Komposilen etc., Diss., Leipzig 1885, p. 14.

eigentliche Vegetationsruhe, es findet kein periodisches Abwerfen des Laubes statt. Diese Erscheinung läßt sich biologisch dadurch erklären, daß bei dieser Pflanze, die sehr langgestreckte, nach aufwärts gerichtete Zweige besitzt, die älteren Blätter durch die jungen, neu entstandenen im Assimilationsgeschäft nicht behindert werden und infolgedessen keine Notwendigkeit für ein periodisches Abwerfen des Laubes vorhanden ist. Das Laub geht an diesem Holzgewächse nur langsam durch Verwesung zu Grunde, während die Pflanze im übrigen das ganze Jahr mit grünen Blättern besetzt ist.[1] So gehen also die Vegetationsprozesse das ganze Jahr hindurch, und es wird begreiflich, daß das Holz ohne Jahrringbildung sich weiter entwickelt.

Bei den aus den Tropen stammenden baumartigen Kompositen kann im Holzkörper wie bei unseren der Vegetationsruhe unterworfenen Holzgewächsen Zonenbildung beobachtet werden; diese Zonenbildung ist bei tropischen Pflanzen auf verschiedene Ursachen zurückführbar.[2] Sehr häufig kommt es vor, daß die einzelnen Zonen ungleiche Ausbildung erfahren, daß sie beispielsweise nahe dem Zentrum bei weitem schwächer ausgeprägt sind als gegen die Peripherie zu, wo sie häufig deutlich, ja scharf hervortreten. Von Jahrringen kann man bei einer derartigen Zonenbildung nicht sprechen, wohl aber muß ein Wechsel in den äußeren Lebensbedingungen eintreten, um eine derartige Erscheinung hervorzurufen. Bei Bäumen, welche aus Vegetationsgebieten mit jährlicher Ruheperiode stammen und in die Tropen einwanderten oder dort akklimatisiert wurden, kann allerdings eine Jahrringbildung im Holzkörper vorkommen. Es ist dies aber nicht eine durch die klimatischen Verhältnisse bedingte Eigentümlichkeit, sondern eine erblich festgehaltene Eigenschaft.

Eupatorium arboreum, dessen Heimat Ecuador ist, weist deutliche Zonenbildung auf. Am quer durchschnittenen Stamm zeigen sich konzentrische, geschlossene dunkle Ringe. Ein Unterschied in der Zahl und Lumengröße der Gefäße in den

[1] Wiesner, Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1905, p. 172 ff.

[2] Siehe Ursprung, Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen, Bot. Ztg. 1904.

dunkleren und lichteren Partien ist jedoch hier nicht konstatierbar. Es offenbart sich also bei dieser Pflanze kein gesteigertes Bedürfnis nach Vermehrung und Vergrößerung der Leitungsbahnen während einer bestimmten Zeit der Vegetation. Auch zusammenhängendes, holzparenchymatisches Gewebe, wie es beispielsweise bei *Tectona grandis*[1] senkrecht auf den Markstrahlen als ein System feiner weißer Linien auftritt und die Färbung in den lichteren Partien bedingt, konnte bei *Eupatorium arboreum* nicht nachgewiesen werden. Es zeigt sich bloß eine stärkere Verdickung der Elemente in den dunkleren Partien, welche Beobachtungen besonders scharf hervortreten, wenn man eine Färbung des Querschnittes oder Radialschnittes mit Safranin oder einem ähnlichen Farbstoff vornimmt.

Und nun zur Beschreibung der einzelnen Elemente des Holzkörpers, deren charakteristische Eigenschaften uns am Längsschnitte deutlich entgegentreten.

Die Gefäße, deren Anordnung bereits früher besprochen wurde, sind in den meisten Fällen durch doppelte Skulptur ihrer Wände gekennzeichnet; zunächst finden sich an allen Seiten der Gefäße, auch an den an das Holzparenchym angrenzenden, Hoftüpfel (Fig. 5, *h*); außerdem weisen die Gefäßwände meist mehr oder weniger deutliche schraubige Verdickung auf. Es zeigt sich dies bei Arten der Gattungen *Artemisia, Aster, Baccharis, Cassinia, Chrysanthemum, Felicia, Helichrysum, Montanoa, Rudbeckia, Senecio, Verbesina* (Fig. 3, *g*).

Die Hoftüpfel sind elliptisch, mit spaltförmigem Porus, in manchen Fällen stehen sie gekreuzt, so zum Beispiel bei *Aster Carolinianus, Artemisia arborescens, Cassinia leptophylla, Chrysanthemum pinnatifidum, Eupatorium bogotense, Bigelovia.* Die Gefäßperforierung ist bei den Kompositen meist einfach, entweder elliptisch oder kreisrund (Fig. 5 *o*). In einigen Fällen aber ist sie leiterförmig, wie zum Beispiel bei *Eupatorium adenophorum* (Fig. 5, *n*), wo diese Art der Perforation neben kreisrunder auftritt (Fig. 5, *o*). Die Lumengröße der Gefäße ist sehr schwankend. Sie beträgt beispielsweise bei *Eupatorium arboreum* im Mittel 0·045 *mm*, bei *Verbesina arborea* 0·14 *mm*.

---

[1] Siehe Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches, Leipzig 1873, p. 592.

Tracheiden finden sich bei den Kompositen meist in der Nähe der Gefäße (Fig. 3, *tr*), von denen sie sich nur durch geringere Lumengröße und durch den Mangel der Perforation unterscheiden. Wie die Gefäße zeigen auch häufig die Tracheiden mehr oder weniger stark ausgeprägte doppelte Skulptur ihrer Membranen. Neben mit Höfen versehenen Tüpfeln kann man nämlich in zahlreichen Fällen noch schraubige Verdickung beobachten, so zum Beispiel bei *Artemisia cana*, *A. afra*, *Baccharis, Chrysanthemum pinnatifidum*, *Cassinia leptophylla*, *Helichrysum eximium*. Die Querwände, die meistens schief stehen, so daß also sogenannte prosenchymatische Verbindung zwischen den Tracheiden stattfindet, zum Teil aber auch horizontal sind, weisen häufig Tüpfelung auf.

Das Holzparenchym ist in den meisten Fällen, um mit Sanio zu sprechen, paratracheal, findet sich also meist in unmittelbarer Umgebung der Gefäße[1] (Fig. 3, Fig. 5, Fig. 6, *hp*). Die bei *Artemisia tridentata* vorkommenden Züge aus Holzparenchym an der Jahrringgrenze wurden bereits p. 374 erwähnt. Die Zellen des Holzparenchyms besitzen einfache Tüpfel in großer Zahl.

Als mechanische Elemente fungieren im Holzkörper der Kompositen in reichlicher Menge entwickelte Libriformfasern (Fig. 3, *l*). Dieselben zeigen prosenchymatische Verbindung und sind, wie schon oben erwähnt, in manchen Fällen zart gefächert. Sie führen Luft und nur sehr selten sind deutliche Protoplasmareste vorhanden. Die Libriformfasern besitzen einfache, schraubig angeordnete Tüpfel, die auf Radialschnitten häufiger zu sehen sind als auf Tangentialschnitten. Diese rundlichen Tüpfel weisen manchmal gekreuzten Porus auf, so zum Beispiel bei *Senecio Petasitis, Eupatorium bogotense, Chrysanthemum pinnatifidum, Artemisia arborescens*, *Helichrysum eximium* u. a. m.

[1] J. Moeller, Holzanatomie, in Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. 1876, p. 45, bzw. 341. Charakteristische Abbildungen von paratrachealem (Holz von *Copaifera bracteata*) und metatrachealem Holzparenchym (Holz von *Pterocarpus secloliens*) finden sich in Wiesner's Rohstoffen des Pflanzenreiches, 2. Aufl., II. Bd., p. 928 und 937, in Schneider's Handwörterbuch der Botanik, Leipzig 1905, p. 301, reproduziert.

III. Markstrahlen.

Was auf den ersten Blick am Tangentialschnitt ins Auge fällt, ist die ganz eigentümliche Zusammensetzung der Markstrahlen[1] (Fig. 3, *m*). Die Breite derselben ist für verschiedene Pflanzenspezies verschieden, kann aber selbst bei ein und derselben Pflanze variieren. Es finden sich häufig einreihige Markstrahlen neben mehrreihigen, so zum Beispiel bei *Artemisia arborescens, Baccharis, Chrysanthemum pinnatifidum, Aster Carolinianus.*

Die mehrreihigen nun zeigen ein eigentümliches Bild; sie sind in der Mitte gewöhnlich sehr breit, verschmälern sich gegen die beiden Enden zu und gehen schließlich auf kürzere oder längere Strecken in einreihige über, worauf wieder ein allmählicher Übergang dieser in mehrreihige stattfindet. Die einzelnen Zellen, welche solch einen mehrreihigen Markstrahl zusammensetzen, sind bezüglich ihres Baues sehr different. Die Zellen, welche die Mitte des Markstrahles bilden (Fig. 3, *m*), sind meist von ebenmäßiger Gestalt, manchmal etwas in radialer Richtung gestreckt, also typisch entwickelt, dabei gewöhnlich von geringer Größe. Dagegen zeigen die Zellen, welche das Zentrum des Markstrahles in ein oder mehreren Lagen umgeben, meist bedeutende Größe, ihre Höhe übertrifft bei weitem ihre Länge, sie ähneln in dieser Hinsicht dem Holzparenchym.

Es wechseln, wie man am Radialschnitt sehen kann, liegende Markstrahlzellen mit sogenannten stehenden ab, deren vertikaler Durchmesser bedeutend größer ist als der horizontale.

Solch aufrechte Markstrahlzellen, die nach Kny's Terminologie als Markstrahlpalisaden bezeichnet werden, sind im Pflanzenreich keine allzu häufige Erscheinung. De Bary fand sie bei Asklepiadeen, *Drimys Winteri, Medinilla farinosa.* Auch bei Erikazeen wurden sie beobachtet.[2]

---

[1] Siehe Michael, Holzanatomie der Kompositen etc., Diss., Leipzig 1885, p. 10.

[2] K. Linsbauer, Zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Cassiope tetragona.* Don. Aus den Sitzungsberichten der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, Bd. CIX, Abt. I, November 1900.

Was die Skulptur der Membranen betrifft, so kann man an allen Wänden der Markstrahlzellen einfache, unbehöfte Tüpfel beobachten (Fig. 4, *t*.)

In den Markstrahlen eines fünfjährigen Stammes von *Eupatorium arboreum* waren die Zellkerne noch erhalten, was ja im übrigen bei dieser Kategorie von Zellen keine Seltenheit ist.[1]

Als eine Ausnahme von der Regel bezüglich der Markstrahlen sei hier eine wegen ihres merkwürdigen Verhaltens des öfteren schon erwähnte Pflanze genannt, nämlich *Eupatorium adenophorum.* Bereits Michael[2] sagt, daß bei dieser Pflanze die Markstrahlen kaum hervortreten.

In der Tat zeigt uns der Querschnitt einen geschlossenen Holzkörper, in dem man mit Deutlichkeit Markstrahlen nicht wahrnehmen kann. An Längsschnitten dagegen lassen sich Spuren dieses Gewebes nachweisen. Am Tangentialschnitt finden sich nämlich an einigen wenigen Stellen Komplexe von sechseckig gestalteten, in die Länge gestreckten Zellen (Fig. 6, *rm*), die den Eindruck von Markstrahlzellen machen. Es ist in diesem Falle schwer, eine Grenze zu ziehen zwischen Markstrahl- und Holzparenchymzellen, wie denn diese Benennungen überhaupt mehr oder weniger konventionelle sind, da die beiden Zellgattungen bezüglich ihrer Funktionen große Übereinstimmung aufweisen. Beide dienen hauptsächlich der Speicherung stickstoffloser Assimilate, beide auch sind an den Stoffleitungsvorgängen im Holzkörper beteiligt. Überdies zeigen sich auch, was ihre Gestalt betrifft, häufig Übergänge zwischen den beiden Zellgattungen. Sehr hohe, gestreckte Markstrahlzellen nehmen oft fast faserartigen Charakter an. In allen typischen Fällen sind die Markstrahlen von dem Holzparenchym durch ihre Lage verschieden, indem erstere radial verlaufen, letzteres die Tendenz zu tangentialer Anordnung zeigt; aber auch in dieser Beziehung existieren Übergänge. Selbst das metatracheale Holzparenchym ist von dem paratrachealen nicht so scharf unterschieden, daß nicht auch hier Übergänge zu finden wären. So

---

[1] Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien 1898, p. 25.

[2] Michael, Holzanatomie der Kompositen etc., Diss., Leipzig 1885, p. 14.

stößt also die Unterscheidung von Markstrahlen und Holzparenchym in manchen Fällen auf Schwierigkeiten und es ist in solchen Fällen Sache der Interpretation, ob man vereinzelte oder in Gruppen vorkommende, im Holze auftretende parenchymatische Zellen als Markstrahlzellen oder Holzparenchymzellen deuten will.

Um nun wieder zu *Eupatorium adenophorum* zurückzukehren, so dürften die hier auftretenden Markstrahlzellen rudimentär und da sie keine Spur eines Inhaltes aufweisen, wohl auch funktionslos sein. Eine Erklärung für diese Rückbildung der Markstrahlzellen ist vielleicht darin zu suchen, daß die Pflanze, die das intensive Bestreben hat, sich nach der Höhe zu entwickeln, alle jene Elemente zu beseitigen sucht, die der Emporleitung des Wassers hinderlich sind. Ein ähnliches Verhalten finden wir beispielsweise bei Schlingpflanzen, so bei *Phaseolus multiflorus.*[1]

Eine merkwürdige Abweichung von dem der Familie der Kompositen eigentümlichen Bau und Verlauf der Markstrahlen findet sich auch bei *Artemisia tridentata* und *A. gnaphalodes*, welche beide aus dem Yellowstonepark stammen. Der Querschnitt durch den Stamm dieser beiden Spezies zeigt nämlich, daß die Markstrahlen nicht nur bei ein und derselben Art von verschiedener Breite sind, sondern daß auch ein und derselbe Markstrahl an differenten Stellen ungleiche Breite aufweist, (Fig. 7, *m*). Was nun vollends den Verlauf der Markstrahlen betrifft, so ist es auffallend, daß dieselben sehr häufig nicht bis zur primären Rinde reichen, sondern daß sie sich plötzlich verschmälern und zwischen den mechanischen Elementen, manchmal auch gerade an der Jahrringgrenze im Holzparenchym ihr Ende finden, so daß in den später folgenden Jahrringen keine Spur mehr von ihnen zu entdecken ist. Andere Markstrahlen — wenn man diese Gewebe überhaupt so nennen darf, da sie ja im anatomisch-physiologischen Sinn dem Begriff »Markstrahl« nicht entsprechen, setzen mitten im Holzkörper ein, erstrecken sich, in radialer Richtung verlaufend, über einen Teil desselben

---

[1] Siehe Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien 1898, p. 170.

und verschwinden dann gleichfalls zwischen den mechanischen Elementen.

Wiesner[1] erwähnt das Vorkommen von sogenannten »scheinbar deutlichen Markstrahlen« bei der Weißbuche *(Carpinus betulus).* Das Verschwinden der Markstrahlen in diesem Fall ist aber bei diesem Holze nur ein scheinbares, zeigt sich nämlich nur bei makroskopischer Betrachtung, während unter dem Mikroskop erkennbar wird, daß zarte, mit freiem Auge nicht unterscheidbare Markstrahlenzüge sich stellenweise einander nähern und scheinbar zu größeren Komplexen vereinigen. Die Markstrahlen der genannten Artemisien dürfen also nicht wie die der Weißbuche zu den »scheinbar deutlichen« gerechnet werden; sie sind vielmehr faktisch aussetzende Markstrahlen.

IV. Normale Stellung der Gefäßbündel und Anomalien im Holzbau.

Wie bereits an früherer Stelle erwähnt, werden die Gefäßbündel des Kompositenstammes getrennt angelegt (Fig. 9, 10). Zwischen die ursprünglichen Bündel werden in der Regel neue eingeschoben (Fig. 12, *e G*).

Als Anomalie ist das Auftreten rindenständiger Gefäßbündel zu betrachten, wie sie zum Beispiel bei *Verbesina gigantea* und namentlich bei verschiedenen, der Gattung *Centaurea*[2] angehörigen Arten vorkommen.

Bei einigen der letzteren, beispielsweise bei *Centaurea Scabiosa,* haben die rindenständigen Bündel nicht die normale Stellung, sondern richten ihre Xyleme nach außen, ihre Phloëme nach innen. Solereder[3] bereits erwähnt diese eigentümliche umgekehrte Orientierung der Rindenleitbündel bei *Centaurea*-Arten, welche neben der normalen Stellung vorkommt. Er fügt hinzu, daß die rindenständigen Gefäßbündel in manchen Fällen

---

[1] Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches, 1. Aufl. (1873), p. 600, und 2. Aufl., Bd. II (1903), p. 889.

[2] Heinricher, Stengelbau der Zentaureen, in den Ber. d. Deutschen Bot. Ges., 1883.

[3] Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart 1899, p. 528.

bis auf die Xyleme reduziert sein können. Stets entwickeln sich aber Rindenleitbündel bei Centaureen nur dann, wenn reichliches Assimilationsgewebe vorhanden ist.

Als eine besondere Ausnahme ist das Auftreten solcher rindenständiger Gefäßbündel zu betrachten, die ihrem anatomischen Bau nach den konzentrischen zuzuzählen sind. Solche kommen bei *Centaurea Rhenana* (Fig. 10, *r G*) vor.

Ebenso wie das Vorhandensein rindenständiger Gefäßbündel muß auch das Auftreten markständiger Bündel als Anomalie betrachtet werden.

Solche markständige Gefäßbündel (siehe Solereder, p. 527), wie sie namentlich bei Cichoriaceen vorkommen, sind meist kollateral. Manchmal bestehen sie bloß aus Phloëm, sind also markständige Siebbündel. Man kann dies beispielsweise bei *Tragopogon pratensis* (Fig. 11, *m, sb*) beobachten. Sind derartige, bloß aus Phloëm bestehende Bündel ganz am Markrand gelegen, so können sie in manchen Fällen den Eindruck hervorrufen, als wäre hier ein bikollaterales Gefäßbündel anzunehmen. Diese Erscheinung zeigt sich bei *Scorzonera Hispanica* (Fig. 12, *m, sb*). Daß es sich hier nicht um ein ursprünglich bikollaterales Gefäßbündel handelt, geht aber schon daraus hervor, daß im selben Stamm häufig die Siebbündel nicht unmittelbar enge an die primären Bündel anschließen (Fig. 12, *m', sb'*), somit auch an derartigen Stellen Bikollateralität nicht beobachtet werden kann.

V. Zur Struktur der Kompositenrinden.

In der Rinde der Kompositen läßt sich immer dann Peridermbildung konstatieren (Fig. 1, *p*), wenn der Stamm in das sekundäre Entwicklungsstadium durch Dickenwachstum eingetreten ist. Die primäre Rinde enthält in zahlreichen Fällen kollenchymatisches Gewebe (Fig. 1, *c*; Fig. 12, *c*). Die beiden genannten Gewebe — Periderm und Kollenchym — hängen genetisch insofern zusammen, als, soweit meine Beobachtungen reichen und soweit es sich um Oberflächenperiderme handelt, dieselben aus Kollenchym, selbstverständlich nachdem zuerst ein Phellogen gebildet wurde, hervorgehen.

Bei einigen krautartigen Kompositen, namentlich bei mehreren *Senecio*-Arten, so bei *Senecio glaucophylla, S. ficoides, S. articulatus,* zeigt sich genau über dem Phloëm eines jeden Gefäßbündels in der primären Rinde ein mächtig entwickelter Interzellulargang von regelmäßiger Gestalt (Fig. 9, *i*). Ob es sich hier um einfache luftführende Interzellularen oder um Interzellularen anderer Kategorie handelt, konnte an dem mir zu Gebote gestandenen Materiale nicht ermittelt werden.

Resumé.

Der Hauptzweck der vorliegenden Arbeit war, einen Beitrag zur Anatomie des Holzes der Kompositen zu liefern.

Die Untersuchungen führten zu dem Resultat, daß die Kompositen wohl einen gemeinsamen Typus im anatomischen Bau ihres Holzes aufweisen, daß aber häufig Abweichungen von diesem Typus stattfinden.

Was den gemeinsamen anatomischen Bau des Holzes betrifft, so ist den Angaben der hierüber existierenden Abhandlungen hinzuzufügen, daß nicht bloß in den Gefäßen, sondern häufig auch in den Tracheiden doppelte Skulptur der Membran zu finden ist; man kann daselbst nämlich Hoftüpfel und schraubige Verdickung beobachten.

Die auffallendsten Abweichungen vom normalen Typus sind folgende:

1. das Auftreten kollenchymatisch verdickter Zellen im Phloëm an Stelle des Bastes bei *Senecio Petasitis, S. Jacquinianus, S. Sarracenicus, Cirsium rivulare, Chamaepeuce stellata, Eupatorium cannabinum*;

2. das Vorkommen rudimentärer und wahrscheinlich funktionsloser Markstrahlen bei *Eupatorium adenophorum*;

3. das Auftreten von mehrreihigen geschlossenen Zügen aus Holzparenchym an der Jahrringgrenze bei *Artemisia tridentata*;

4. das Auftreten von Markstrahlen, die sich nicht bis zur primären Rinde erstrecken, sondern mitten im Holzkörper verschwinden. Dies ist zu beobachten bei *Artemisia tridentata* und *A. gnaphalodes*;

5. das Vorkommen von rindenständigen Gefäßbündeln bei *Centaurea Rhenana,* die dem anatomischen Bau zufolge den konzentrischen zuzuzählen sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Vergrößerung 40. Querschnitt durch den Stamm von *Senecio Petasitis.* *p* Periderm; *ph* Phellogen; *c* Kollenchym; *cv* kollenchymatische Verdickung im Phloëm; *c'* Kambium; *g* Gefäße; *l* Libriform; *m* Markstrahl.

Fig. 2. Vergrößerung 420. Zellen aus dem Phloëm von *Senecio Petasitis* mit kollenchymatisch verdickten Membranen. Im Zellumen Kristalle *kr* von Kalkoxalat.

Fig. 3. Vergrößerung 110. Tangentialschnitt durch das Holz des Stammes von *Eupatorium arboreum.* *tr* Tracheïde mit Hoftüpfel und schraubiger Verdickung; *g* Gefäß; *h* Hoftüpfel, die sich an allen Wänden der Gefäße, auch an den an das Holzparenchym grenzenden finden; *schr* schraubige Verdickung der Gefäßwände; *hp* Holzparenchym in unmittelbarer Umgebung der Gefäße; *l* Libriform mit einfachen Tüpfeln; *m* Markstrahl mit zumeist niederen, mehr oder weniger regelmäßig gestalteten Zellen im Zentrum, sehr hohen Zellen in der Umgebung des Zentrums. An allen Wänden sind die Markstrahlzellen mit einfachen Tüpfeln versehen.

Fig. 4. Vergrößerung 450. Radialschnitt durch das Holz des Stammes von *Montanoa pinnatifida.* *m* Markstrahlzellen, zum Teil liegend, zum größten Teil aber stehend, an allen Wänden einfach getüpfelt; *t* Tüpfel.

Tafel II.

Fig. 5. Vergrößert 360. Radialschnitt durch das Holz des Stammes von *Eupatorium adenophorum.* *g* Gefäß; *n* leiterförmige Perforation der Gefäßwand; *o* kreisrunde Perforation derselben; *h* Hoftüpfel; *hp* Holzparenchym in der Umgebung der Gefäße.

Fig. 6. Vergrößerung 360. Tangentialschnitt durch das Holz des Stammes von *Eupatorium adenophorum.* *g* Gefäß; *hp* paratracheales Holzparenchym; *rm* rudimentärer und, weil ohne Inhalt, wohl auch funktionsloser Markstrahl.

Fig. 7. Vergrößerung 35. Querschnitt durch das Holz von *Artemisia tridentata*. *g* Gefäße; *l* Libriform; *hp* Holzparenchymzüge; *m* Markstrahlen, die an verschiedenen Stellen von ungleicher Breite sind und im Holzparenchym oder zwischen den mechanischen Elementen allmählich verschwinden·

Fig. 8. Vergrößerung 330. Radialschnitt durch das Holz des Stammes von *Artemisia tridentata*. *hp* Holzparenchymzüge; *g* Gefäß.

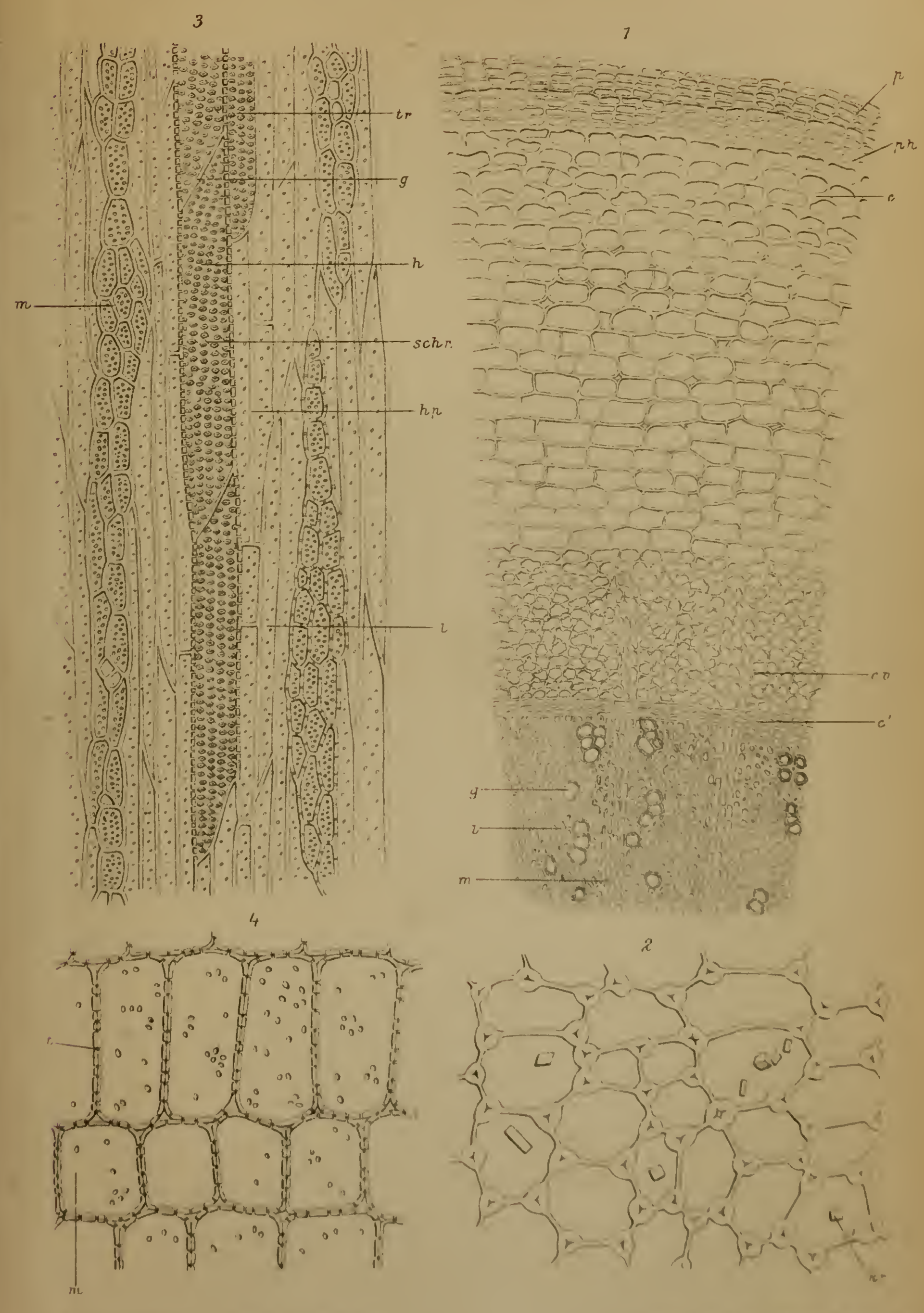
Tafel III.

Fig. 9. Vergrößerung 40. Querschnitt durch den Stengel von *Senecio glaucophylla*. *e* Epidermis; *p* Parenchym; *i* Interzellulargänge, die genau radial über den Gefäßbündeln stehen; *gb* Gefäßbündel.

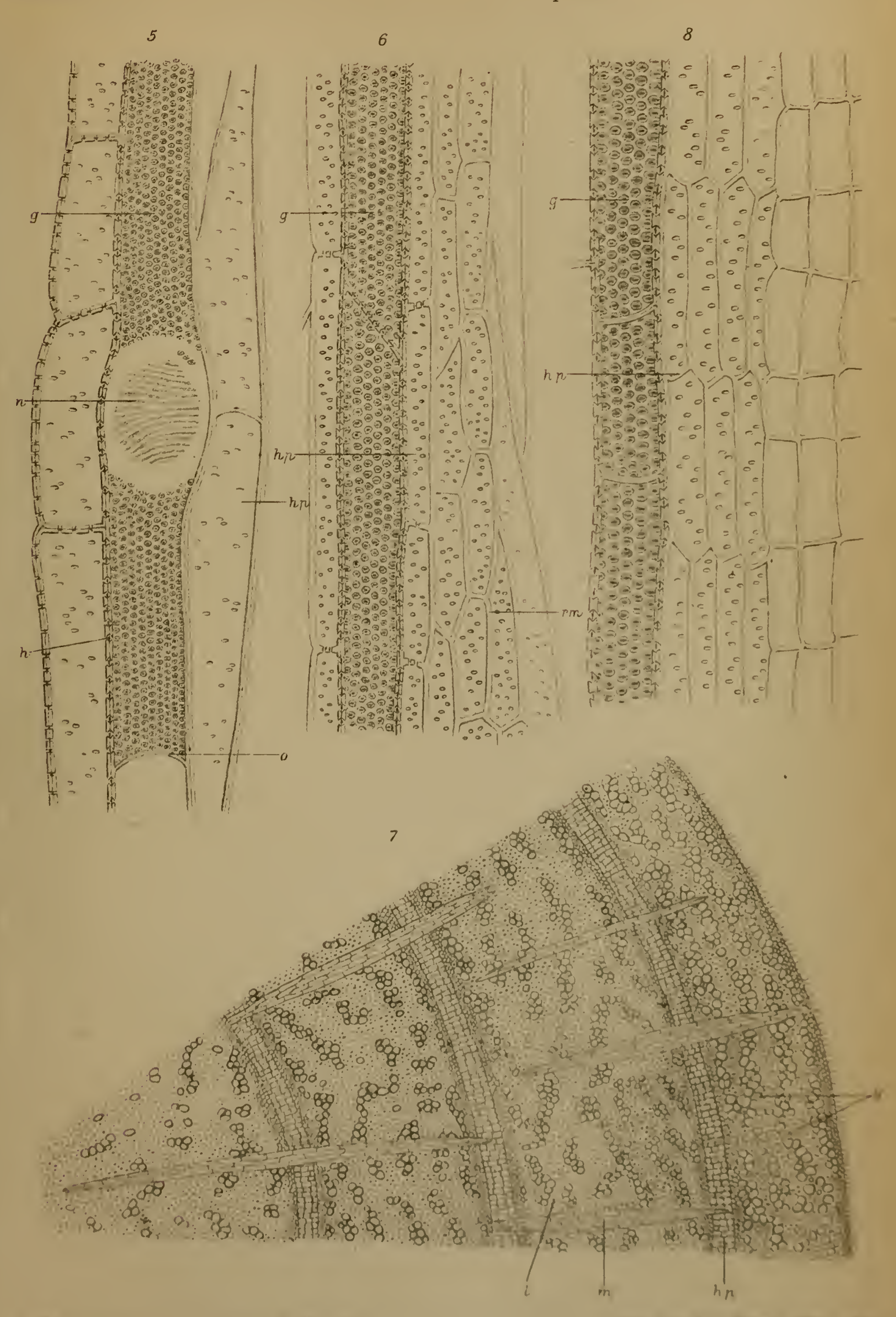
Fig. 10. Vergrößerung 50. Querschnitt durch den Stengel von *Centaurea Rhenana*. *p* Parenchym; *rg* rindenständiges, konzentrisches Gefäßbündel; *x* Xylem; *phl* Phloëm; *b* Bast an der Außen- und Innenseite der Gefäßbündel; *c'* Interfaszikularkambium; *m* Mark.

Fig. 11. Vergrößerung 70. Querschnitt durch den Stengel von *Tragopogon pratensis*. *c* Kollenchym; *phl* Phloëm; *x* Xylem; *m sb* markständige Siebbündel.

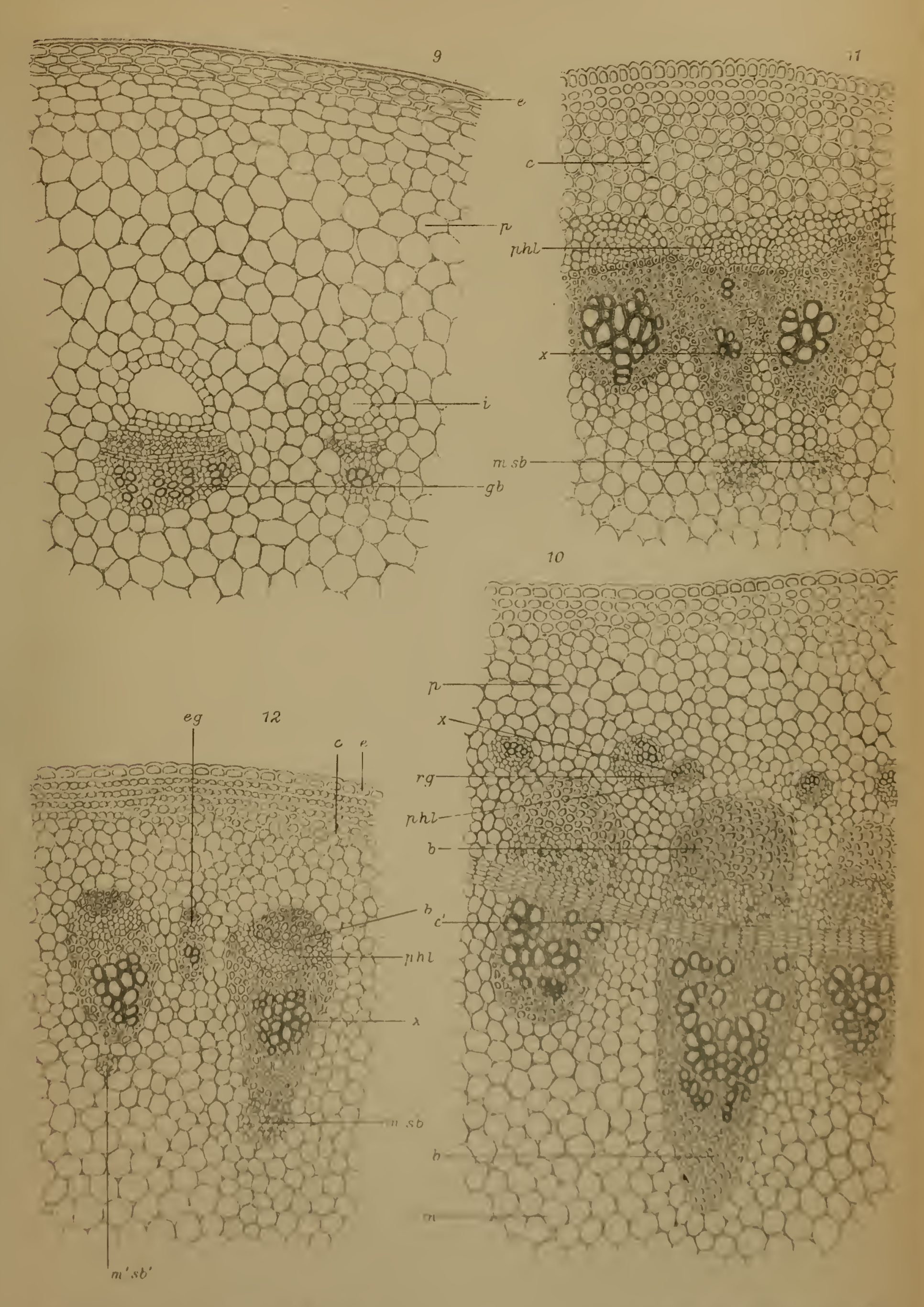
Fig. 12. Vergrößerung 52. Querschnitt durch den Stengel von *Scorzonera Hispanica*. *e* Epidermis; *c* Kollenchym; *eg* eingeschobene Bündel; *b* Bast; *phl* Phloëm; *x* Xylem; *m.sb* markständiges Siebbündel, das unmittelbar an das ursprüngliche Gefäßbündel anschließt; *m'.sb'* markständiges Siebbündel, das nicht unmittelbar anschließt.



J. Fleischmann, n. d Nat. a. Stein gez. Druck von Alb. Berger, Wien, VIII



J. Fleischmann, n. d. Nat. a. Stein gez. Druck von Alb. Berger, Wien, VIII


9
e
p
i
gb
11
c
phl
x
m sb
10
p
x
rg
phl
b
c'
b
m
12
eg
c
e
b
phl
x
m sb
m' sb'